



# UNE MALACOFAUNE NOUVELLE DU PLÉISTOCÈNE MOYEN À SOUCY (YONNE - FRANCE): BIOGÉOGRAPHIE ET PALÉOÉCOLOGIE

NICOLE LIMONDIN-LOZOUET

LIMONDIN-LOZOUET N. 2001. Une malacofaune nouvelle du Pléistocène moyen à Soucy (Yonne - France): biogéographie et paléoécologie. [A new Middle Pleistocene mollusc fauna from Soucy (Yonne - France): biogeography and palaeoecology]. *GEOBIOS*, **34**, **3**: 303-313. Villeurbanne, le 31.07.2001.

Manuscrit déposé le 17.02.2000; accepté définitivement le 10.11.2000.

**RÉSUMÉ** - Les dépôts fluviatiles fins de la nappe Pléistocène moyen de Soucy (Yonne) ont livré des malacofaunes terrestres et dulcicoles abondantes et originales dont une espèce éteinte de gastéropode pulmoné: *Aegopis klemmi*. Cette espèce n'était connue jusqu'à présent que des dépôts interglaciaires de la première moitié du Pléistocène moyen en Europe centrale. La composition et l'évolution des assemblages malacologiques permettent de définir un contexte climatique interglaciaire. La présence de plusieurs espèces de répartition actuelle centre-européenne suggère des conditions plus continentales qu'aujourd'hui. © 2001 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

**MOTS-CLÉS:** MALACOFAUNE, PALÉOÉCOLOGIE, INTERGLACIAIRE, PLÉISTOCÈNE MOYEN, FRANCE.

**ABSTRACT** - Fine alluvial deposits of Middle Pleistocene age at Soucy (Yonne) have yielded abundant and original terrestrial and aquatic malacofaunas including an extinct species of pulmonate gastropod: *Aegopis klemmi*. This species was known only from early Middle Pleistocene interglacial deposits in central Europe. Composition and evolution of malacological assemblages indicate interglacial conditions. The occurrence of several species of modern central European distribution suggests more continental conditions than at present. © 2001 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

**KEYWORDS:** MALACOFAUNA, PALAEOECOLOGY, INTERGLACIAL, MIDDLE PLEISTOCENE, FRANCE.

## INTRODUCTION

L'intérêt paléoécologique et biogéographique des malacofaunes quaternaires a été largement démontré par de nombreuses études surtout depuis le développement, à partir des années 1960, de méthodes d'études quantitatives (Sparks 1961; Lozek 1964; Puisségur 1976; Rousseau 1990). Bien que les malacofaunes continentales européennes ne montrent pas de spéciation durant le Pléistocène, elles peuvent aussi permettre une approche biostratigraphique. Les fluctuations climatiques qui caractérisent le Quaternaire ont provoqué la disparition des faunes septentrionales durant les glaciaires et une nouvelle extension géographique des espèces pendant les phases tempérées. Cependant, les caractéristiques climatiques des interglaciaires quaternaires ne sont pas strictement équivalentes et nombre de taxons aux exigences écologiques étroites présentent des variations importantes de leur expansion durant les phases tempérées qui ont permis de définir des assemblages spécifiques de certaines périodes (voir par exemple: Puisségur 1976; Keen 1990; Rousseau et al. 1992; Meijer & Preece 1996). La multiplication des observations malacologiques dans des contextes stratigraphiques et chronologiques bien définis permet d'améliorer la valeur biostratigraphique de ces indicateurs.

La série malacologique de Soucy constitue la première référence observée en stratigraphie sur une nappe alluviale moyenne de la vallée de l'Yonne. La découverte de ce gisement, riche tant en restes archéologiques que biologiques, comble une lacune dans nos connaissances sur les associations malacologiques du Pléistocène moyen du nord de la France. La malacofaune présente des éléments particulièrement originaux sur le plan biogéographique et le matériel récolté à Soucy permet de mieux comprendre les répartitions actuelles, parfois disjointes, de certaines espèces. Les extensions quaternaires de plusieurs taxons sont révélatrices des conditions paléoenvironnementales et du contexte climatique de cette plaine alluviale au Pléistocène moyen. Sur ce dernier point, l'apport des malacofaunes, présentes dans toute la séquence fluviatile fine, est particulièrement important. En effet, à Soucy, les pollens sont mal conservés et les restes de vertébrés ne proviennent que des niveaux archéologiques.

## CONTEXTE GÉOGRAPHIQUE, STRATIGRAPHIQUE ET CHRONOLOGIQUE

La gravière des Grandes-Pièces à Soucy est située sur le versant Est de la vallée de l'Yonne à quelques kilomètres au nord de Sens (Fig. 1). Depuis 1994, le

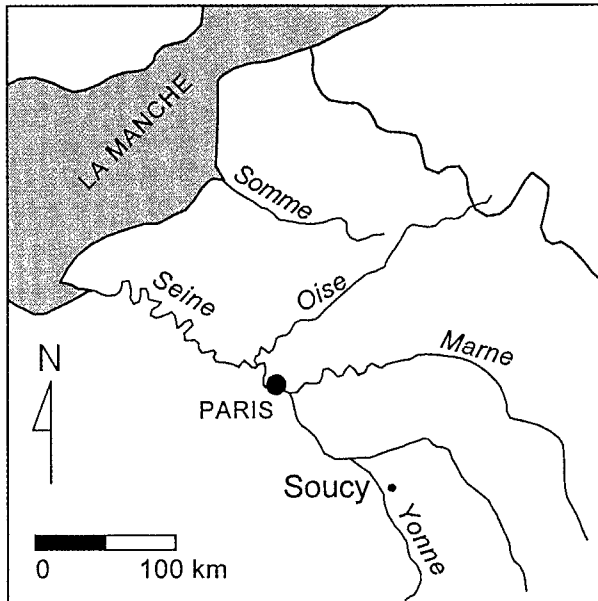


FIGURE 1 - Localisation du site de Soucy. Location map of Soucy site.

suivi archéologique de l'exploitation a permis la découverte de six gisements préhistoriques du Paléolithique inférieur dans des sédiments fluviaux (Fig. 2) (Lhomme & Chaussé 1996; Lhomme et al. 1996a,b, 1998). La nappe alluviale, dont l'épaisseur totale varie de 8 à 10 mètres, est composée à la base d'un cailloutis grossier à galets de silex, entaillé par plusieurs paléochenaux qui sont comblés puis scellés par des formations fluviales fines sableuses à sablo-limoneuses (Fig. 3). Dans le schéma de l'étagement des nappes alluviales de la vallée de l'Yonne, la Nappe de Soucy est le troisième édifice fluvial antérieur à la nappe de fond et sa mise en place peut donc être rapportée au Pléistocène moyen (Lhomme & Chaussé 1996; Chaussé et al. 2000). La datation obtenue sur le gravier grossier,  $349\,000 \pm 43\,000$  ans (Résonance Paramagnétique Electronique sur quartz), et les mesures d'acides aminés de coquilles provenant des lits sableux, convergent pour l'attribution de cette séquence aux stades isotopiques 10 (0,367-0,347 Ma) et 9 (0,347-0,297 Ma) (Voinchet, Bacon & Occhietti in Chaussé et al. 2000).

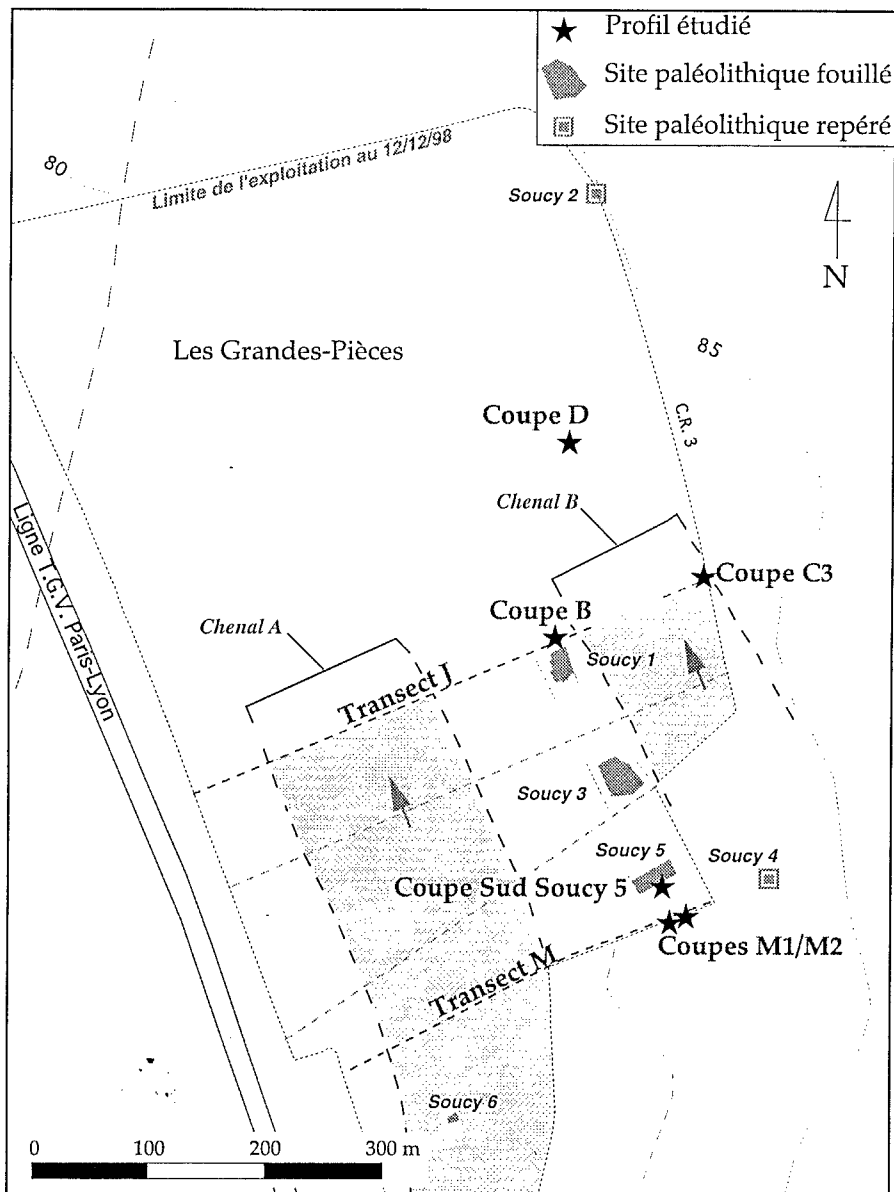


FIGURE 2 - Plan du site de Soucy et localisation des coupes échantillonnées pour l'étude malacologique (modifié d'après Chaussé et al. 2000). Soucy site plan Soucy showing location of sampled sections for malacology (modified after Chaussé et al. 2000).

# LES SUCCESSIONS MALACOLOGIQUES

L'étude des assemblages malacologiques a été entreprise pour définir le contexte environnemental et climatique de cette ancienne plaine fluviale et permettre ainsi de mieux comprendre les phases d'occupations paléolithiques. Le contexte alluvial du gisement implique un espace composite où se

juxtaposent différents biotopes. Les sables et limons qui surmontent l'assise graveleuse ont donc été échantillonnés sur plusieurs coupes stratigraphiques (Figs 2, 3) afin de reconstituer d'éventuelles variations latérales des paléopaysages. Cette stratégie a permis, par ailleurs, de s'affranchir du caractère souvent local des informations

SOUCY	Coupe B				Coupe D							Coupe C3									Soucy 5					Profil M1					Profil M2									
GE Prélevements	1	2	3	4	1	2	3	4	5	6	7	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
Malacozones	1		2		2	3		4				1	2	3								1		1		2		1		2		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1 <i>Azeqa goodalli</i>		3	17	23	13	6	2	1	1			1	4	4								1				2					2	4	1	1		1		4		
<i>Ena montana</i>		1	1	4	6	2	1					1	2	2	1										8						1	1	4							
<i>Aegopinella nitidula</i>		5	6	12	20	1	1			1		3	3	1	1							1		1	5	8			1	3	7	2	2							
<i>Aegopinella pura</i>			6	2																																				
<i>Clausilia bidentata</i>	1	1	18	20	19	7	5	4	3	2	7	4	15	10	20	5	5	7	7	4		2	5	1	2	1	3	11	1	2	2	10	5	7	4	9	16			
<i>Cochlodina laminata</i>		1										1	1																											
<i>Acanthinula aculeata</i>			1																																					
2 <i>Discus rotundatus</i>		2	8	6	8					1				1													1													
<i>Vitrea crystallina</i>		1	4	4				1			2		5	2	2											1	2	10			3	3		1	1	2	1			
<i>Arianta arbustorum</i>	2	3	9	17	10	25	12	5	4	2	7	12	17	14	30	25	8	5	4	3	3	4	3		5	6	23	3	9	10	21	13	52	51	13					
<i>Cepaea</i> sp.		3	8	16	10	1	1						1	1	1					1					1	11			1	5	10	1	1	1	1	1				
3 <i>Clausilia pumila</i>		5	6	13	15	2		1				3	3	2												4	4			2	7	2	3	3	1					
<i>Perforatella bidentata</i>		1	1	6	5	2	2	1	1	1		2	12	2	2							4			1	2	10	1	3	11	10	1	1		1	1				
<i>Aegopsis klemmi</i>	1?	1	3										1	1												1	1				1									
4 <i>Chondrula tridens</i>																				1	3															2				
<i>Helicella itala</i>	2		7	4		2				1	1	28	3	2			2	2	3	2		1			1	1	3				1	4	2		1	1				
<i>Trochoidea geyeri</i>			3					1				1	1													3	2	3				2	1	2		1	5			
<i>Cecilioides acicula</i>			1																																					
5 <i>Vertigo pygmaea</i>		1	4	5	2	5	2	2		1	2	3	5	3	2	3	2		1	1		1	1		3		6			5	9	9	10	2	6	3				
<i>Papilla muscorum</i>	7	34	163	182	33	156	57	62	85	42	70	162	200	177	124	87	79	48	85	96	36	34	59	1	8	96	174	283	2	27	113	174	241	230	208	159	94			
<i>Vallonia costata</i>	4	6	70	82	38	200	67	46	45	50	124	34	112	165	140	120	84	71	84	67	12	5	36		34	68	207	3	22	85	150	306	300	218	171	85				
<i>Vallonia pulchella</i>	24	118	121	57	70	42	10	6	5	2	2	31	30	26	8	14	8	7	8	12	1	4		5	1	29	36	2	7	20	44	51	42	52	13	6				
<i>Vallonia excentrica</i>	1		35	49		98	35	18	13	15	36	36	75	75	54	31	22	31	37	20	11	7	7		25	35	80	1	7	49	92	171	146	75	61	34				
<i>Truncatellina cylindrica</i>																																								
6 <i>Cochlicopa lubricella</i>		5	16	8									1	1	1		1									13	22	11		8	16	10	2	3	4					
7 <i>Clausilia dubia</i>			3	11						1	1	2	3	1	1		1									2	4	9				3	2			2	4			
<i>Helicogona lapicida</i>		1	1	1	1	1	1	1					1									1								1	1									
<i>Cochlicopa lubrica</i>	3	8	16	15	9	5	4	1			1	11	15	4	9	5	1		1	1		1	3		2	2	13	27	2	3	19	12	2	23	13	1	1			
<i>Punctum pygmaeum</i>		2	2	1	3	3						1	3	4	2				1											1	9	3	6	4	1	1				
<i>Vitrina pellucida</i>		2		1	2	1							1		1					1										1					1					
<i>Nesovitrina hammonis</i>		3	13	14	1	2						2	3	2	4	1					1					1	1	6		1	4	2	2	2	1	1				
<i>Eucolulus</i> sp.		2																																						
<i>Trichia hispida</i>	32	174	400	332	113	156	60	67	44	22	52	275	326	252	215	147	78	43	52	35	13	44	84	1	3	119	207	450	7	33	160	300	371	306	378	174	34			
7 <i>Limacae</i>	1	5	6	14	12	15	7	7	6	6	4	2	10	10	22	9	6	6	8	3	2	3	6			8	5	24	3	9	22	24	35	43	33	19	13			
8 <i>Carychium tridentatum</i>			3	6		4																																		
<i>Succinea oblonga</i>		5	31	12	2	4	3	10	6	4	1	5	5	3	5		2					2				1	7	13		1	9	17	6	7	17	12	1			
<i>Columella edentula</i>												1																												
<i>Vertigo substriata</i>												2		1																										
9 <i>Carychium minimum</i>		1																																						
<i>Zonitoides nitidus</i>	10	24	20	16																												2	1							
<i>Oxyloma elegans</i>		6	4	4								2	1																											
Effectifs terrestres	89	422	1006	941	398	736	270	234	218	156	312	624	858	767	626	447	299	221	293	246	81	101	220	4	21	320	609	1272	28	140	572	922	1246	1187	1062	653	309			
Espèces terrestres	12	28	34	32	23	22	17	17	12	16	15	24	28	27	21	11	14	10	14	13	8	9	17	4	6	20	24	31	12	21	28	28	23	22	18	22	18			
A1 <i>Anisus leucostoma</i>			1	4	1	8	4	18	68	24	6		2	2	1												1	6		4	84	87	9	9	8	5				
<i>Valvata cristata</i>		4											1																	1	1	2								
<i>Planorbis planorbis</i>		3	4		2	1	2	3	3	1		1										1	2			1	1							1						
<i>Belgrandia marginata</i>		8	4	14	5							5	2										10																	
A3 <i>Stagnicola palustris</i>																																								
<i>Galba truncatula</i>		2	7			1		3				3															3					28	4							
<i>Gyraulus crista</i>		2	2																																					
<i>Gyraulus albus</i>	11	28	16	6		2		4	32	11	6																			1										

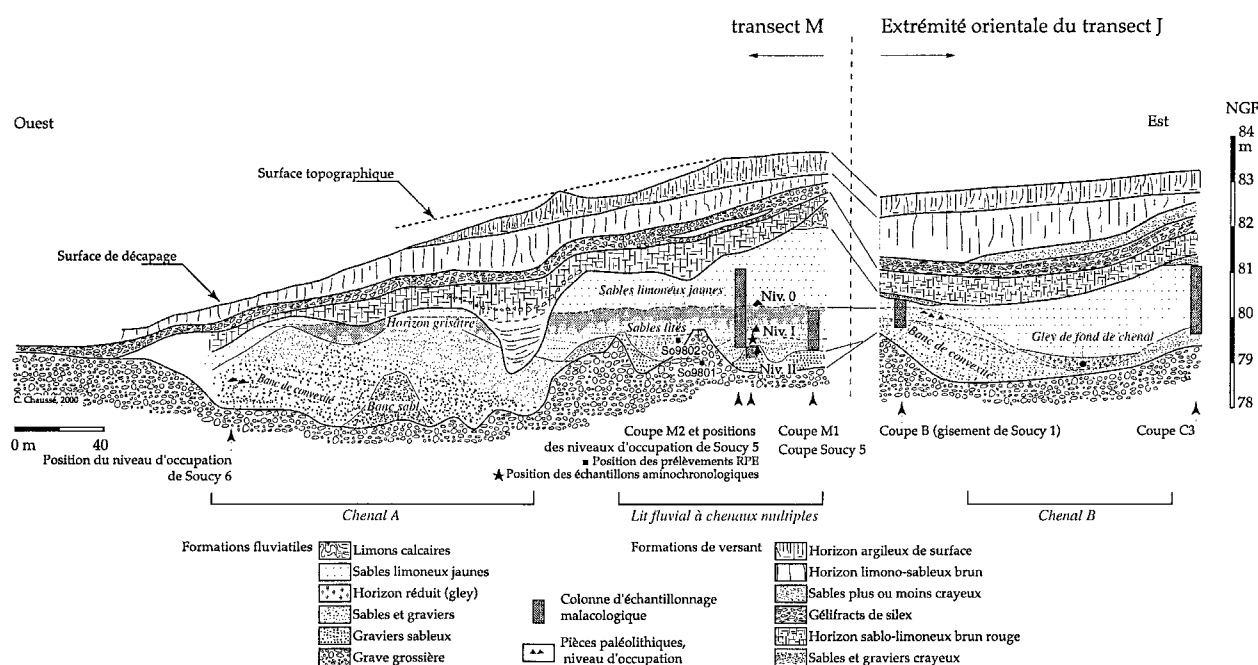


FIGURE 3 - Profil synthétique des transects M et J (modifié d'après Chaussé et al. 2000). La colonne d'échantillonnage D, située en aval du transect J entre les profils B et C3, recoupe le dépôt de sables limoneux jaunes. La position précise des échantillons malacologiques est donnée sur la figure 6. *Synthetic profile of transects M and J (modified after Chaussé et al. 2000). Column D, located downstream of transect J, between profiles B and C3, was sampled within the yellow sandy-silt unit. For precise location of malacological samples see figure 6.*

paléoenvironnementales déduites des malacofaunes, et de dégager les composantes environnementales et climatiques plus générales.

L'étude de la composition malacologique de 37 échantillons (d'un volume unitaire de 8 litres de sédiments), répartis sur 6 coupes (Tabl. 1), a permis de définir quatre biozones (Chaussé et al. 2000) dont les caractéristiques majeures sont exposées ci-après.

La première malacozone (Scy1) rassemble des associations provenant à la fois de sédiments sablo-graveleux qui remblaient la base du lit fluvial emprunté par des écoulements intermittents, et de matériaux sablo-graveleux mis en place en période de hautes eaux par des flux qui circulaient dans le chenal B méandrique (Fig. 3: colonne Soucy 5 et base des colonnes M1, M2, B et C3). Bien que diachroniques, ces deux systèmes fluviaux produisent la même signature malacologique, caractérisée par la présence d'espèces d'eau courante peu profonde (*Sphaerium corneum*, *Pisidium nitidum*, *Ancylus fluviatilis*). Les malacofaunes de la zone Scy1, moyennement conservées, sont par ailleurs composées du mélange de communautés de mollusques terrestres et fluviatiles. Elles renvoient l'image de milieux instables marqués par l'érosion des berges et l'irrégularité des écoulements.

A partir de la zone Scy2 la conservation des coquilles est excellente. Dans les associations la proportion des espèces fluviatiles diminue fortement. Les cortèges terrestres sont abondants et apparaissent comme les plus diversifiés de toute la séquence (Tabl. 1). Les espèces dominantes (*Pupilla muscorum*, *Vallonia costata*, *V. pulchella*, *Trichia hispida*) indiquent un milieu ouvert. Cepen-

dant ces assemblages renferment également des mollusques aux exigences écologiques plus étroites, révélateurs de l'existence de biotopes forestiers. Les malacofaunes de la zone Scy2 ont été récoltées dans des assises sableuses litées dont la mise en place a abouti au nivellement de la rive convexe du chenal B méandrique. Cet épisode correspond à la concentration des écoulements dans un chenal principal. Les malacofaunes à composante forestière ont été observées sur les deux rives du chenal B.

La malacozone Scy3 est comprise dans un sol grisâtre qui marque l'arrêt des processus d'alluvionnement sur la plaine d'inondation. Dans les assemblages malacologiques les éléments forestiers régressent au profit des espèces de milieu ouvert. Les mollusques aquatiques deviennent rares. Ces données s'accordent aux observations géomorphologiques, qui rendent compte d'une phase de stabilisation (développement d'un sol gris), et déterminent, soit le déplacement latéral du cours d'eau dans la plaine alluviale, soit un abaissement du niveau de l'étiage.

Le processus d'assèchement s'accroît dans la partie sommitale de la séquence. Au sein des malacofaunes terrestres (zone Scy4) même les taxons mésophiles régressent. La présence sporadique de mollusques dulcicoles, relevée sur un seul des profils étudiés, indique le développement très ponctuel d'un biotope aquatique. Lithologiquement, cette phase se marque par une importante aggradation limoneuse résultant d'épisodes de débordement, répétés mais peu dynamiques, sur la plaine d'inondation. Le paléochenal qui concentre l'écoulement principal n'a pas été repéré sur l'emprise de la gravière.

GE SOUCY	Malacozones			
	Scy1	Scy2	Scy3	Scy4
1 <i>Azeca goodalli</i>	+	+	+	+
<i>Ena montana</i>	*	+	+	
<i>Aegopinella nitidula</i>	+	+	+	
<i>Aegopinella pura</i>		+		
<i>Clausilia bidentata</i>	+	+	+	+
<i>Cochlodina laminata</i>		+		
<i>Acanthinula aculeata</i>		+		
2 <i>Discus rotundatus</i>		+		
<i>Vitrea crystallina</i>		+	+	
<i>Arianta arbustorum</i>	+	+	+	+
<i>Cepaea</i> sp.		+	+	
3 <i>Clausilia pumila</i>	*	+	+	+
<i>Perforatella bidentata</i>	*	+	+	+
<i>Aegopis klemmi</i>	†	+		
4 <i>Chondrula tridens</i>		+	+	+
<i>Helicella itala</i>		+	+	+
<i>Trochoidea geyeri</i>	*	+	+	+
<i>Cecilioides acicula</i>		+		
5 <i>Vertigo pygmaea</i>		+	+	+
<i>Pupilla muscorum</i>		+	+	+
<i>Vallonia costata</i>		+	+	+
<i>Vallonia pulchella</i>		+	+	+
<i>Vallonia excentrica</i>		+	+	+
<i>Truncatellina cylindrica</i>		+		
6 <i>Cochlicopa lubricella</i>		+	+	
7 <i>Clausilia dubia</i>	*	+	+	+
<i>Helicigona lapicida</i>		+	+	
<i>Cochlicopa lubrica</i>		+	+	+
<i>Punctum pygmaeum</i>		+	+	
<i>Vitrina pellucida</i>		+	+	
<i>Nesovitreia hammonis</i>		+	+	
<i>Euconulus</i> sp.		+	+	
<i>Trichia hispida</i>		+	+	+
7' <i>Limaces</i>		+	+	+
8 <i>Carychium tridentatum</i>		+		
<i>Succinea oblonga</i>		+	+	+
<i>Columella edentula</i>		+		
<i>Vertigo substriata</i>	*	+	+	
9 <i>Carychium minimum</i>		+		
<i>Zonitoides nitidus</i>		+	+	
<i>Oxyloma elegans</i>		+	+	+
10-A1 <i>Anisus leucostoma</i>		+	+	(+)
<i>Valvata cristata</i>		+	+	
<i>Planorbis planorbis</i>		+	+	
<i>Belgrandia marginata</i>	*	+	+	
A3 <i>Stagnicola palustris</i>		+		(+)
<i>Galba truncatula</i>		+	+	
<i>Gyraulus crista</i>		+	+	
<i>Gyraulus albus</i>		+	+	(+)
A4 <i>Valvata piscinalis</i>		+	+	(+)
<i>Bithynia tentaculata</i>		+	+	(+)
<i>Radix peregra</i>		+	+	(+)
<i>Lymnaea stagnalis</i>		+	+	(+)
<i>Ancylus fluviatilis</i>		+	+	
<i>Planorbis barbus</i>		+	+	(+)
<i>Pisidium amnicum</i>		+	+	
<i>Pisidium casertanum</i>		+	+	
<i>Pisidium henslowianum</i>		+	+	
<i>Pisidium milium</i>		+	+	
<i>Pisidium moitessierianum</i>		+		
<i>Pisidium nitidum</i>		+	+	
<i>Pisidium obtusale</i>		+	+	
<i>Pisidium subtruncatum</i>		+	+	
<i>Sphaerium corneum</i>		+	+	
Espèces terrestres	27	39	28	18
Espèces aquatiques	19	22	7	(8)
Totaux espèces	46	61	36	18(26)

\* espèce hors zone de répartition actuelle  
† espèce éteinte  
(+) espèce présente sur une seule coupe

TABLEAU 2 - Répartition des espèces dans les malacozones de Soucy. *Species distribution within Soucy malacological biozones.*

## LES ESPÈCES D'INTÉRÊT BIOGÉOGRAPHIQUE

La liste des mollusques récoltés à Soucy (Tabl. 2) se compose de 63 espèces (40 terrestres et 23 aqua-

tiques). Elle comporte plusieurs espèces de gastéropodes qui ont une aire de distribution actuelle ne comprenant pas cette région et une espèce, aujourd'hui éteinte, de la famille des Zonitidae: *Aegopis klemmi*.

## GASTROPODA (PULMONATA, ZONITIDAE): *AEGOPIS KLEMMI* SCHLICKUM & LOZEK, 1965

Les spécimens attribués à *Aegopis klemmi* (Fig. 4) se présentent sous forme d'individus jeunes ou brisés auxquels s'ajoute un fragment de dernier tour qui, par sa taille et la largeur de son ombilic, ne peut correspondre à aucune autre des espèces récoltées à Soucy. L'individu le mieux conservé (Fig. 4.2) présente une carène assez marquée, la face supérieure (adapicale) est lisse, l'apex arrondi et la spire peu élevée. Sur le fragment de dernier tour (Fig. 4.6) la carène n'est plus visible. Ces caractères correspondent à ceux décrits par Schlickum et Lozek (1965) pour l'espèce *Aegopis klemmi*. Le montage photographique du fragment de dernier tour provenant de Soucy, sur l'holotype d'*A. klemmi* (SMF 181608, Fig. 4.5, 6, 7), conforte la détermination. Par ailleurs, Dehm (1971) signale pour l'espèce un diamètre pouvant atteindre 25 mm et précise que si la carène est encore visible à 15 mm, elle s'estompe fortement à 17,5 mm et disparaît à 22 mm. Frank et Riedel (1997) ont décrit un autre Zonitidae (*Oxychilus steiningeri*), morphologiquement proche d'*A. klemmi* mais qui s'en distingue par une taille moindre et une carène beaucoup moins marquée dès les premiers tours. Ces auteurs émettent par ailleurs un doute sur la position générique de l'espèce *A. klemmi* sans cependant proposer un autre classement.

La localité type d'*A. klemmi* est le site d'Hundsheimer en Basse Autriche (Fig. 5), l'espèce est signalée également à Zláty-Kun en République Tchèque, à Skalka en Slovaquie et à Mónosbél en Hongrie (Schlickum & Lozek 1965). Les trois premières localités ont livré des faunes de micromammifères caractéristiques de la fin du Biharien. Par référence à une division du Pléistocène en seulement deux périodes, les auteurs placent l'occurrence d'*A. klemmi* à l'extrême fin du Pléistocène ancien. Cependant la partition la plus couramment adoptée pour le Pléistocène comprend trois phases. La fin du Biharien, qui correspond à la disparition du rongeur *Miomys savini*, se place après la limite Brunhes-Matuyama (0,7 Ma, limite des stades isotopiques 20/19) et s'intègre donc au début du Pléistocène moyen (Fejfar et al. 1998). L'hypothèse d'une attribution des dépôts de Hundsheimer contenant *A. klemmi*, soit à un interglaciaire de la fin du Cromérien selon la chronologie nord européenne, soit à une oscillation chaude du Mindel selon la chronologie alpine, proposée par Schlickum et Lozek (1965) lève par ailleurs toute ambiguïté sur la position chronologique de cette espèce dans la première moitié du Pléistocène moyen pour les gisements cités.

Par la suite *A. klemmi* est à nouveau signalé en Bavière (Fig. 5) dans le site de Weissenburg (Dehm 1971). Malgré de fortes similitudes notées par l'au-

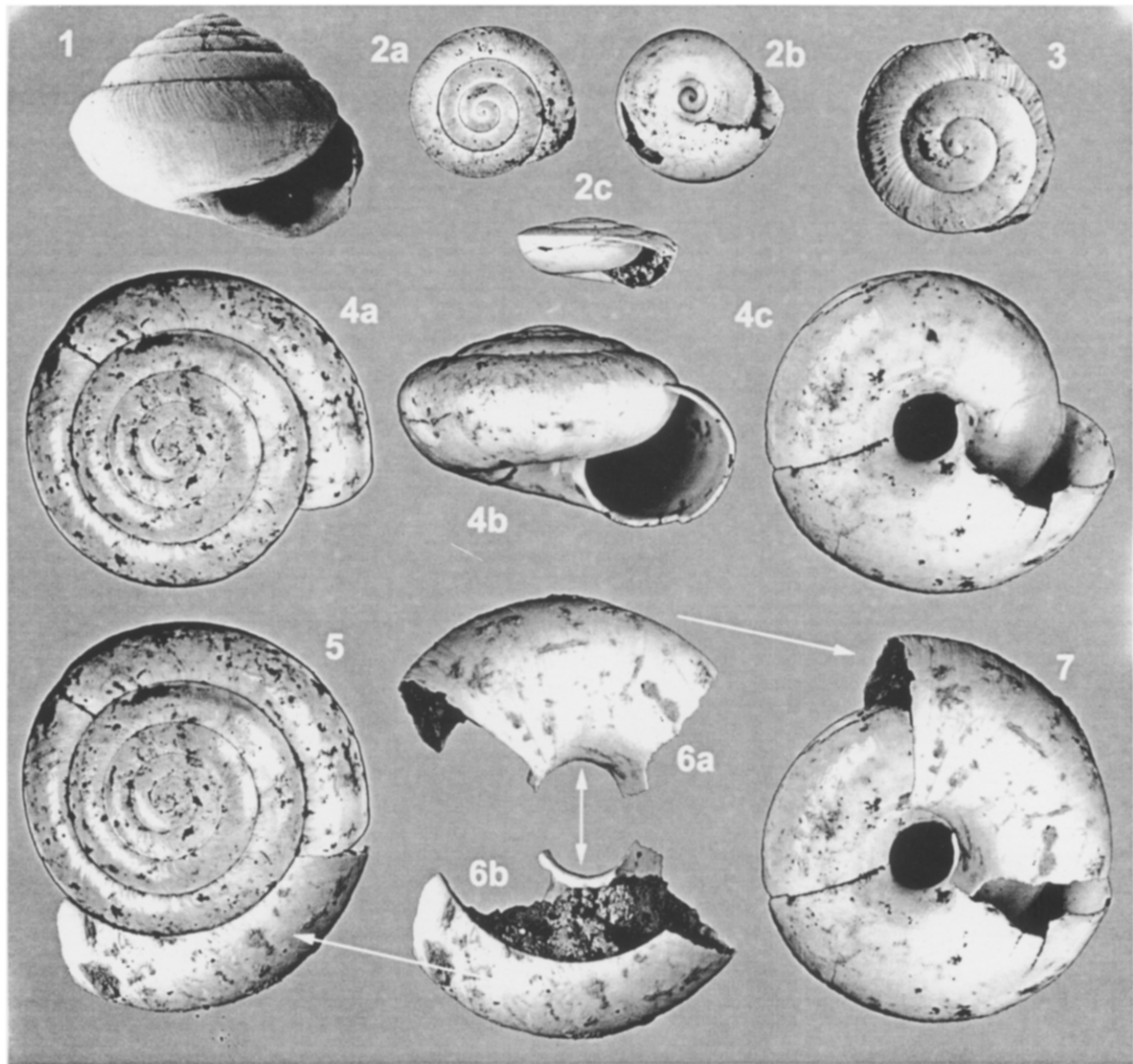


FIGURE 4 - 1. *Perforatella bidentata* (GMELIN, 1788): Soucy 5 niveau II, coll. N. Limondin, D = 8 mm, H = 6 mm (Photo MEB, J. Le Digou, CNRS-Meudon). 2-7. *Aegopis klemmi* SCHLICKUM & LOZEK, 1965: tous les spécimens, à l'exception du numéro 3, sont à la même échelle. 2, Soucy 5 niveau II ex.1, coll. N. Limondin, D = 8,3 mm, H = 3,3 mm. 3, Soucy 5 niveau II ex.2, coll. N. Limondin, D = 5 mm. 4, Hundsheimer (Autriche), Holotype 181608, Senckenberg Museum Francfort, D = 17,4 mm, H = 10 mm. 5, montage photographique de la face supérieure des spécimens des figures 4 et 6. 6, Soucy 5 Coupe M1 Prél.5, coll. N. Limondin, Longueur = 18 mm, Largeur = 11 mm. 7, montage photographique de la face inférieure des spécimens des figures 4 et 6. (D= diamètre, H= hauteur). 1. *Perforatella bidentata* (GMELIN, 1788): Soucy 5 niveau II, coll. N. Limondin, D = 8 mm, H = 6 mm (Photo SEM, J. Le Digou, CNRS-Meudon). 2-7. *Aegopis klemmi* SCHLICKUM & LOZEK, 1965: except number 3 all specimens are represented at the same scale. 2, Soucy 5 niveau II ex.1, coll. N. Limondin, D = 8.3 mm, H = 3.3 mm. 3, Soucy 5 niveau II ex.2, coll. N. Limondin, D = 5 mm. 4, Hundsheimer (Austria), Holotype 181608, Senckenberg Museum Frankfurt, D = 17.4 mm, H = 10 mm. 5, apical view of specimens of figures 4 and 6. 6, Soucy 5 Coupe M1 Prél.5, coll. N. Limondin, length: 18 mm, breadth = 11 mm. 7, umbilical view of specimens of figures 4 and 6. (D= diameter, H= height).

teur entre les cortèges malacologiques de Weissenburg et ceux d'autres gisements bavarois rapportés à l'interglaciaire Mindel-Riss, la confusion générée par l'utilisation d'une division bipartite du Pléistocène le conduit à proposer une attribution fin Pléistocène inférieur. D'après les corrélations établies par Kukla (1977) l'interglaciaire Mindel-Riss correspondrait au stade isotopique 13 (0,502-0,472 Ma) et se place donc largement au sein du Pléistocène moyen.

Dans toutes ses occurrences centre-européennes *A. klemmi* est accompagné d'espèces caractéristiques de périodes chaudes et de biotopes forestiers

humides telles *Helicigona capeki* et *Aegopis verticillus* à Zláty-Kun et Skalka, *Chilostoma banaticum* à Zláty-Kun, Hundsheimer et Mónosbél (Schlickum & Lozek 1965); *Cochlostoma saueri*, *Azeca menkeana schulziana*, *Fusulus interruptus*, *Aegopis* cf. *acieformis* à Weissenburg (Dehm 1971). Par ailleurs, les espèces du genre *Aegopis*, aujourd'hui comme durant le Quaternaire, sont toujours associées à des milieux humides et souvent inféodées aux habitats forestiers (Puisségur 1976; Lozek 1986; Kerney et al. 1983; Cossignani T. & V. 1995).

A Soucy, *A. klemmi* n'est présent que dans la biozone Scy2 (Fig. 6). Cet épisode est caractérisé par le

développement maximum de plusieurs espèces indicatrices d'un biotope forestier et humide telles *Perforatella bidentata*, *Clausilia pumila*, *C. bidentata*, *Cochlodina laminata*, *Ena montana*, *Azeca goodalli*, *Aegopinella nitidula*, *A. pura*, *Carychium tridentatum* (Tabl. 1). Cette association est cohérente avec celles observées dans les gisements d'Europe centrale.

La signification paléoécologique d'*A. klemmi* est un argument important pour la reconnaissance de conditions climatiques interglaciaires contemporaines de la mise en place des formations alluviales fines de la Nappe de Soucy. Mais surtout, la présence de cette espèce dans la vallée de l'Yonne dans des dépôts interglaciaires de la deuxième partie du Pléistocène moyen contribue à étendre ses extensions géographique et chronologique.

#### GASTROPODA (PULMONATA, HELICIDAE): *PERFORATELLA BIDENTATA* (GMELIN, 1788)

Cette espèce de milieu forestier humide est également un élément original de la faune de Soucy (Fig. 4.1). Actuellement sa distribution géographique est essentiellement centre-européenne (Kerney et al. 1983). En France, seules deux localités isolées sont signalées dans les régions montagneuses de l'est (Vosges et Alpes) (Germain 1930).

L'histoire quaternaire de *P. bidentata* en Europe du nord-ouest est bien documentée et montre qu'elle apparaît toujours dans des associations de phase climatique tempérée. Elle a été recensée au cours des interglaciaires du Pléistocène moyen en Alsace (Puisségur 1978), dans la Somme (Rousseau et al. 1992) et en Grande-Bretagne (Preece 1989). Aux Pays-Bas, Meijer (1986) la signale dans les dépôts de phases tempérées du début du Pléistocène (Tiglien-Bavelien) et à l'Eemien. *P. bidentata* a également été récoltée dans des limons attribués à l'interglaciaire Riss-Würm dans les environs de Genève (Lanterno et al. 1981) ainsi que dans les

dépôts émiens du ruisseau de l'Amourette dans les Alpes françaises (Rousseau & Puisségur 1999).

Aux Pays-Bas, dans ses occurrences les plus anciennes (Tiglien-Bavelien), *P. bidentata* présente une grande forme et peut atteindre 12 mm de diamètre (Meijer 1986). En revanche, dans les dépôts plus récents (émiens) de la même région, elle ne dépasse pas 9,5 mm de diamètre et se rapproche alors des dimensions de la forme moderne comprises entre 6,5 et 8,5 mm (Kerney et al. 1983). Elle existe sous sa petite forme, catégorie à laquelle appartiennent les spécimens de Soucy (Fig. 4), dès le Cromérien, à Sugworth en Grande-Bretagne (Preece 1989). Cependant, le site de Sugworth a également livré des espèces aquatiques éteintes (Gilbertson 1980) qui n'ont jamais été retrouvées après l'Elsterien. Ces taxons très particuliers n'ont, jusqu'à présent, pas été récoltés dans la vallée de l'Yonne, suggérant donc un âge plus récent pour le site de Soucy. Pour l'instant, *P. bidentata* n'a pas été signalée hors de son aire de répartition actuelle dans les dépôts quaternaires postérieurs à l'Eemien qui est donc sa limite chronologique supérieure en Europe du nord-ouest. En l'état actuel des références paléo-biogéographiques, la présence de cette espèce dans la Nappe de Soucy conforte l'existence d'un biotope forestier humide ainsi que l'attribution de ces dépôts à un interglaciaire du Pléistocène moyen.

#### GASTROPODA (PULMONATA, CLAUSILIIDAE): *CLAUSILIA PUMILA* PFEIFFER, 1828

A l'instar de *P. bidentata*, *Clausilia pumila* est aujourd'hui une espèce centre-européenne caractéristique des milieux forestiers humides (Kerney et al. 1983). Dans les dépôts quaternaires d'Europe du nord-ouest elle apparaît souvent associée à *P. bidentata* au cours des phases interglaciaires, dès le Cromérien et jusqu'à l'Eemien (Puisségur 1976; Gilbertson 1980; Preece 1989; Rousseau & Puisségur 1999). Comme les précédentes, cette espèce est

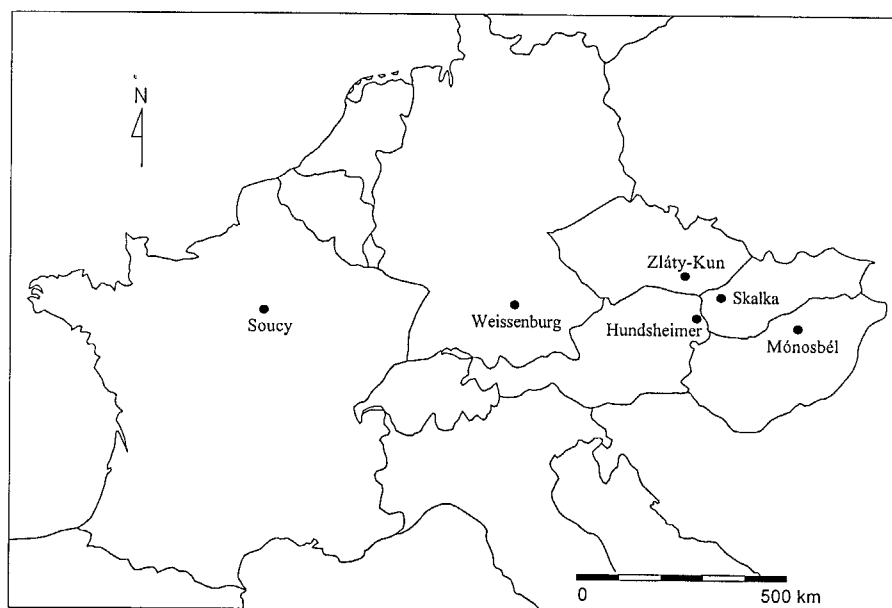


FIGURE 5 - Répartition géographique d'*Aegopis klemmi* au Pléistocène.  
Pleistocene geographical distribution of *Aegopis klemmi*.



surtout développée à Soucy dans la biozone Scy2 (Fig 6).

**GASTROPODA (PULMONATA, ENIDAE):**  
*ENA MONTANA* (DRAPARNAUD, 1801)

Autre taxon de répartition actuelle centre-européenne et montagnaise, *Ena montana*, vit soit dans la litière, soit parmi les cailloux dans les vieilles forêts (Kerney et al. 1983). Elle est capable de s'adapter autant à des substrats calcaires que siliceux et apparaît durant le Quaternaire comme un taxon typique de phases tempérées (Turner et al. 1998). A Soucy, elle fait partie du cortège forestier qui caractérise la zone Scy2 (Fig. 6).

**GASTROPODA (PULMONATA, CLAUSILIIDAE):**  
*CLAUSILIA DUBIA* DRAPARNAUD, 1805

De valence écologique plus large, *Clausilia dubia*, est moins inféodée que les précédentes aux habitats forestiers et colonise souvent les zones rocheuses et les éboulis calcaires ou siliceux. Aujourd'hui elle est commune en Europe centrale, mais sa répartition couvre aussi toute la moitié orientale de la France et comprend des zones isolées dans le nord de la Grande-Bretagne et le sud de la Scandinavie (Kerney et al. 1983). Dans les Alpes suisses elle atteint 2400 mètres d'altitude (Turner et al. 1998). Dans la biozonation de Soucy, elle apparaît surtout au cours de la phase à espèces forestières mais perdure jusque dans la zone Scy4, caractérisée par l'assèchement des conditions et l'ouverture du milieu, où elle semble connaître un léger regain (Fig. 6).

**GASTROPODA (PULMONATA, HELICIDAE):**  
*TROCHOIDEA GEYERI* (Soós, 1926)

Cette espèce se différencie des précédentes par sa nature franchement xérophile. Aujourd'hui sa distribution, très discontinue, comprend des localités isolées en Scandinavie, Europe centrale, Belgique, Suisse, nord et est de la France (Kerney et al. 1983) ainsi qu'en Provence occidentale dans les zones d'altitude (Magnin 1989).

La présence de *T. geyeri* dans les assemblages quaternaires a été soulignée à plusieurs reprises comme un indicateur climatique à cause de la rareté de ses occurrences actuelles. Dans les Alpes méridionales, en effet, sa répartition était continue jusque dans les basses terres au cours des phases froides du Pléistocène (Magnin 1989). Dans l'ouest de la France, cette espèce caractérise des assemblages d'épisodes interstadias (Puisségur 1976) et apparaît fréquemment dans le bassin parisien à la fin du dernier glaciaire (Limondin-Lozouet 1997, 1998). En Grande-Bretagne, où elle n'est plus présente actuellement, l'espèce a été recensée surtout au cours des périodes froides mais parfois également pendant des interglaciaires (Sparks 1953; Preece 1977).

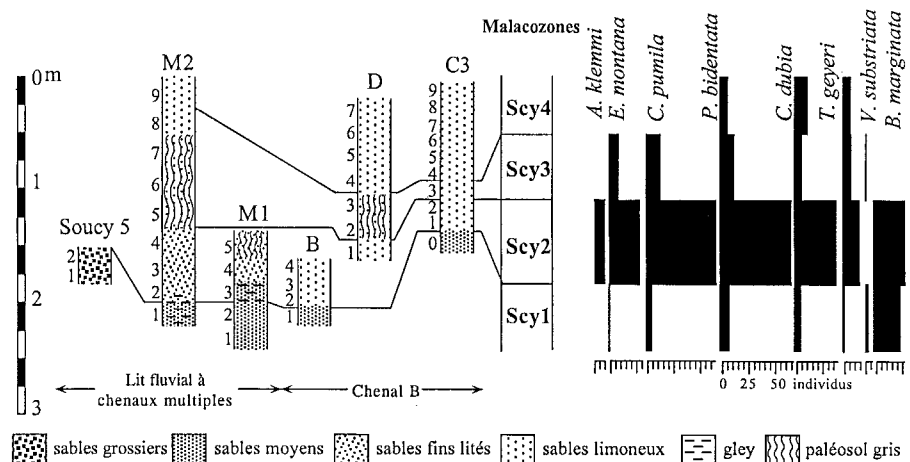
En réalité la discontinuité de la répartition moderne de *T. geyeri* semble être surtout liée à des difficultés de reconnaissance de l'espèce. Ainsi que l'ont montré des données récentes, ce gastéropode est présent dans toute la moitié orientale de la France et en Charente-Maritime bien que toujours de manière ponctuelle (Gittenberger 1993; Kerney & Cameron 1999). Le recensement de ses occurrences quaternaires a également souffert des problèmes de détermination. Cependant leur nombre croissant montre que si l'espèce a connue des expansions plus importantes au cours de certaines phases plus froides du Pléistocène, elle a perduré aussi à plusieurs reprises pendant les interglaciaires. Sa signification climatique doit par conséquent être interprétée avec prudence.

A Soucy *T. geyeri* est présente dans toute la séquence. Si elle apparaît moins développée que les espèces forestières dans la zone Scy2, elle se maintient plus régulièrement au cours des épisodes d'ouverture du paysage (Fig. 6).

**GASTROPODA (PULMONATA, VERTIGINIDAE):**  
*VERTIGO SUBSTRIATA* (JEFFREYS, 1833)

Bien que recensée dans la liste de Soucy comme une espèce située hors de son aire actuelle de répartition, le cas de *V. substriata* n'est pas clair. Sa distribution moderne très large, couvre toute l'Europe centrale et occidentale (Kerney et al. 1983). En

FIGURE 6 - Schémas stratigraphiques des profils échantillonnés à Soucy et corrélations établies d'après les malacozones. A droite sont représentées, en valeurs absolues, les occurrences des espèces qui ne sont plus présentes dans la région actuellement. La position des colonnes d'échantillonnage (Soucy 5, M1, M2, B, D, C3) est donnée sur la figure 3. *Stratigraphic schemes of sampled profiles from Soucy and correlations according to malacological zonation. Occurrences of particular species which modern distributions exclude the study area are given in total number of shells. For location of sampled sections (Soucy 5, M1, M2, B, D, C3) see figure 3.*





France l'espèce n'est signalée qu'à l'extrême Est, dans les Vosges et les Alpes (Germain 1930). Cependant son absence sur la majeure partie du territoire national reste incertaine (Kerney et al. 1983), et demanderait à être vérifiée par de nouvelles récoltes, d'autant que *V. substriata* apparaît dans les dépôts holocènes de Bourgogne jusque vers 2500 B.P. (Puisségur 1976; Limondin 1992).

Cette espèce hygrophile est rare dans la formation sédimentaire de Soucy (Fig. 6), elle n'est recensée que sur une seule coupe (Tabl. 1).

#### GASTROPODA (PROSOBRANCHIA, HYDROBIIDAE): *BELGRANDIA MARGINATA* (MICHAUD, 1831)

Le gastéropode aquatique *Belgrandia marginata* n'existe plus maintenant que dans quelques localités du midi méditerranéen en France, et en Espagne, où il vit spécifiquement dans la végétation des sources (Germain 1931; Gittenberger et al. 1998). Son recensement fréquent dans les milieux fluviaux quaternaires indique une ancienne extension bien plus importante de sa niche écologique. S'il n'a pas une occurrence chronologique précise, ce mollusque est, en Europe du nord-ouest, caractéristique des épisodes climatiques tempérés (Kerney 1977; Meijer 1989; Preece 1990; Gittenberger et al. 1998).

Sa présence à Soucy (Fig. 6) conforte l'interprétation de conditions climatiques interglaciaires.

#### INTERPRÉTATION PALÉOCLIMATIQUE ET PALÉOÉCOLOGIQUE DES MALACOFAUNES DE SOUCY

Dans les formations quaternaires, la richesse spécifique des malacofaunes est un élément important pour la définition des conditions climatiques (Keen 1990). Le nombre élevé d'espèces récoltées à Soucy (Tabl. 2) reflète sans conteste le caractère interglaciaire du climat contemporain de l'édification des formations fines de la nappe alluviale. L'occurrence de mollusques de milieu forestier qui ne se développent qu'en contexte tempéré appuie cette interprétation. Plusieurs espèces récoltées dans les dépôts de la nappe alluviale de Soucy sont aujourd'hui absentes dans la région. À l'exception de *B. marginata*, toutes présentent une distribution plus orientale et/ou plus centrée sur les zones montagneuses. En Europe du nord-ouest, la présence d'une ou deux espèces de répartition actuelle centre-européenne dans des dépôts fluviaux interglaciaires, comparables à ceux de Soucy, conduit à souligner le caractère plus continental du climat par rapport à l'actuel (Gilbertson 1980; Preece 1989; Keen 1990; Horton et al. 1992; De Rouffignac et al. 1995; Green et al. 1996). À Soucy la même interprétation peut être proposée.

L'évolution de la composition des associations met en évidence l'ouverture progressive du paysage de la plaine alluviale pléistocène. La répartition des

espèces dans les différentes biozones illustre bien cette modification des conditions paléoenvironnementales (Tabl. 2). Malgré une conservation de qualité moyenne, les faunes de la zone Scy1 totalisent 46 espèces qui se distribuent équitablement entre les différents groupes écologiques. La stabilisation des conditions environnementales contemporaines des associations de la zone Scy2 est traduite par l'augmentation importante du nombre d'espèces. Les zones Scy1 et Scy2 correspondent au maximum de diversité des biotopes. Dans les deux biozones suivantes, l'importante chute des effectifs spécifiques et leur répartition sur un nombre plus faible de groupes écologiques, indiquent des milieux plus uniformes. Différentes études ont montré que les associations malacologiques de fonds de vallée ne sont jamais extrêmement riches en mollusques forestiers même pendant les phases les plus chaudes des interglaciaires (Kerney 1971; Gilbertson 1980; Green et al. 1996; Sommé et al. 1996). Selon cette observation la faune de la biozone 2 de Soucy pourrait correspondre à l'optimum interglaciaire. Cependant, si la séquence fluviale fine de Soucy ne présente pas de discontinuité stratigraphique majeure, en revanche le passage brutal des graves grossières de base aux dépôts sablo-limoneux sus-jacents (sans gradient granulométrique) implique l'existence d'un hiatus important entre ces deux formations (Chaussé et al. 2000). Il est probable qu'une partie importante des sédiments contemporains de la phase tempérée ait été évacuée au cours de phases d'activités fluviales. Dans ce contexte l'évolution du paysage révélé par les malacofaunes de Soucy vers une ouverture de plus en plus importante permet de proposer plutôt une correspondance avec la fin d'un cycle interglaciaire.

#### CONCLUSION

La succession malacologique observée dans les dépôts fluviaux fins de la Nappe de Soucy, très riche en espèces et caractérisée par la présence de plusieurs taxons de milieu forestier, a permis de définir le caractère interglaciaire du climat contemporain de l'édification de la plaine alluviale. De la base vers le sommet de la séquence, les populations de mollusques indiquent un assèchement progressif de la plaine et le retrait de la couverture arboréenne présente dans le fond de la vallée. Cette évolution du paysage conduit à proposer une correspondance avec la fin d'un cycle interglaciaire. Par ailleurs, les observations réalisées à Soucy précisent les extensions quaternaires de plusieurs espèces. Ainsi *Aegopis klemmi*, précédemment recensée dans des gisements du début du Pléistocène moyen en Europe centrale, apparaît avoir eu une distribution géographique beaucoup plus étendue qui aurait persisté jusqu'à la deuxième moitié du Pléistocène moyen. Les autres espèces de répartition actuelle extra-régionale avaient déjà été signalées lors de phases tempérées du Pléistocène sur plusieurs gisements d'Europe occidentale. Leur occurrence à Soucy suggère des conditions climatiques particulières, plus continentales que l'actuel.

**Remerciements** - Les interventions sur le site de Soucy ont été réalisées dans le cadre de fouilles archéologiques de sauvetage AFAN (Association pour les Fouilles Archéologiques Nationales). Je remercie le Dr R. Janssen (Senckenberg Museum de Francfort, SMF) qui m'a très obligeamment fait parvenir l'holotype d'*Aegopis klemmi*, le Dr E. Neubert (Senckenberg Museum de Francfort) qui a bien voulu vérifier mes déterminations de *Clausilia pumila* et *C. dubia* et le Dr J.G.J. Kuiper pour son aide à l'identification des Sphaeriidae. Je suis également redevable à C. Chaussé et au Dr. D.D. Rousseau pour leur critique constructive du manuscrit.

## RÉFÉRENCES

- CHAUSSE C., LIMONDIN-LOZOUET N., OCCHIETTI S., VOINCHET P. & BACON J.-C. 2000 - La nappe alluviale de Soucy-les-Grandes-Pièces (Yonne, France): Reconstitution pluridisciplinaire du fonctionnement d'un cours d'eau du Pléistocène moyen. *Géographie physique et Quaternaire*, 54: 187-208.
- COSSIGNANI T. & COSSIGNANI V. 1995 - *Atlante delle Conchiglie terrestri e dulciacquicole italiane*. L'Informatore Piceno, Ancona, 208 p.
- DEHM R. 1971 - Eine altpleistozäne Spaltenfüllung von Weisenburg in Bayern und ihre Molluskenfauna. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, 11: 77-85.
- DE ROUFFIGNAC C., BOWEN D.Q., COOPE G.R., KEEN D.H., LISTER A.M., MADDY D., ROBINSON J.E., SYKES G.A. & WALKER M.J.C. 1995 - Late Middle Pleistocene interglacial deposits at Upper Strensham, Worcestershire, England. *Journal of Quaternary Science*, 10: 15-31.
- FEJFAR O., HEINRICH W.D. & LINDSAY E.H. 1998 - Updating the Neogene rodent biochronology in Europe. In VAN KOLFSCHOTEN T. & GIBBARD P.L. (eds), *The Dawn of the Quaternary. Proceedings of the SEQS-EuroMam symposium 1996*, Haarlem: 533-553.
- FRANK C. & RIEDEL A. 1997 - *Oxychilus (O.) steingeri* spec. nov. aus dem Biharium des Fundstelle Deutsch Altenburg 4B (Niederösterreich) (Gastropoda: Stylommatophora: Zonitidae). *Malakologische Abhandlungen*, 18: 181-191.
- GERMAIN L. 1930 - *Faune de France - Mollusques terrestres et fluviatiles*, 1: 1-476, Librairie de la Faculté des Sciences, Paris.
- 1931 - *Faune de France - Mollusques terrestres et fluviatiles*, 2: 477-893, Librairie de la Faculté des Sciences, Paris.
- GILBERTSON D.D. 1980 - The palaeoecology of Middle Pleistocene Mollusca from Sugworth, Oxfordshire. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 289: 107-118.
- GITTENBERGER E., 1993 - On *Trochoidea geyeri* (Soós, 1926) and some conchologically similar taxa (Mollusca: Gastropoda Pulmonata: Hygromiinae). *Zoologische Mededelingen*, 67: 303-320.
- , JANSSEN A.W., KUIJPER W.J., KUIPER J.G.J., MEIJER T., VAN DER VELDE G., DE VRIES J.N. & PEETERS G.A. 1998 - *De nederlandse zoetwatermollusken. recente en fossiele weekdieren uit zoet en brak water*. Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, KNNV Uitgeverij, European Invertebrate Survey, Nederland, 288 p.
- GREEN C.P., COOPE G.R., JONES R.L., KEEN D.H., BOXEN D.Q., CURRANT A.P., HOLYOAK D.T., IVANOVITCH M., ROBINSON R.E., ROGERSON R.J., & YOUNG R.C. 1996 - Pleistocene deposits at Stoke Goldington, in the valley of the Great Ouse, UK. *Journal of Quaternary Science*, 11: 59-87.
- HORTON A., KEEN D.H., FIELD M.H., ROBINSON J.E., COOPE G.R., CURRANT A.P., GRAHAM D.K., GREEN C.P. & PHILLIPS L.M. 1992 - The Hoxnian Interglacial deposits at Woodston, Peterborough. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 338: 131-164.
- KEEN D.H. 1990 - Significance of the record provided by Pleistocene fluvial deposits and their included molluscan faunas for palaeoenvironmental reconstruction and stratigraphy: case studies from the English Midlands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80: 25-34.
- KERNEY M.P. 1971 - Interglacial deposits in Barnfield Pit, Swanscombe and their molluscan fauna. *Journal of the Geological Society of London*, 127: 69-93.
- 1977 - British Quaternary non-marine Mollusca: a brief review. In SHOTTON F.W. (ed.), *British Quaternary Studies - Recent Advances*: 31-42. Clarendon Press, London.
- & CAMERON R.A.D. 1999 - *Guide des escargots et limaces d'Europe*. Delachaux et Niestlé, Lausanne et Paris, adaptation française A. Bertrand, 370 p.
- , CAMERON R.A.D. & JUNGBLUTH J.H. 1983 - *Die Landschnecken Nord-und Mitteleuropas*. Paul Parey, Hamburg et Berlin, 384 p.
- KUKLA G.J. 1977 - Pleistocene Land-Sea correlations, I. Europe. *Earth-Science Reviews*, 13: 307-374.
- LANTERNO E., CHAIX L. & REYNAUD C. 1981 - Géologie, Malacologie et Palynologie du Puits-sondage de Montfleury près Vernier, Genève. *Archives des Sciences*, 34: 125-136.
- LHOMME V., BEMILLI C., BEYRIES S., CHRISTENSEN M. & CONNET N. 1998 - Soucy 1 (Yonne): Interprétations et réflexions sur un site du Pléistocène moyen en contexte alluvial. In BRUGAL J.P., MEIGNEN L., PATOU-MATHIS M. (eds), *Économie préhistorique: Les comportements de subsistance au Paléolithique. XVIIIèmes Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes*. Association pour la Promotion et la Diffusion des Connaissances Archéologiques, Sophia Antipolis, France: 260-271.
- & CHAUSSE C. 1996 - Le gisement de Soucy (Yonne, France): un site paléolithique inférieur et une chronoséquence Pléistocène moyen. *Actes du Colloque de Périgueux 1995, Supplément à la Revue d'Archéométrie*: 223-227.
- , CONNET N. & CHAUSSE C. 1996a - Présentation du gisement Paléolithique inférieur de Soucy 1 (Yonne, France). *Archäologische Korrespondenzblatt*, 26: 219-223.
- , CONNET N., CHAUSSE C., DAVID F. & GUADELLI J.L. 1996b - La gravière des Grandes-Pièces et les sites paléolithiques inférieurs de Soucy (Yonne); premiers résultats. *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 93: 482-493.
- LIMONDIN N. 1992 - Biogéographie holocène de Vertiginidae (Mollusca: Gastropoda) européens: relations avec la dernière déglaciation. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 2, 315: 1281-1287.
- 1997 - Mollusca in archaeological context: tools for palaeoenvironmental reconstructions. The example of 'Le Closeau', a prehistoric site in the Seine valley (France). *Heldia*, 4, 5: 166-171.
- 1998 - Successions malacologiques du Tardiglaciaire weichsélien: corrélations entre séries du Nord de la France et du Sud-Est de la Grande-Bretagne. *Quaternaire*, 9: 217-225.
- LOZEK V. 1964 - Quärtarmollusken der Tschechoslowakei. *Rozpravy Ustredhino Ustavu Geologického, Praha*, 31: 1-374.
- 1986 - Quaternary malacology and fauna genesis in central Europe. *Proceedings of the 8th International Malacological Congress, Budapest 1983*: 143-145.
- MAGNIN F. 1989 - Les distributions pléistocène et actuelle de *Trochoidea (Xeroclausa) geyeri* (Soós, 1926) (Gastropoda, Helicidae) dans le Sud-Est de la France: un exemple de disjonction d'aire liée au réchauffement post-glaciaire. *Bulletin de la Société géologique de France*, 8: 779-786.
- MEIJER T. 1986 - Non-marine mollusc biozonation of Quaternary deposits in the Netherlands. *Proceedings of the 8th International Malacological Congress, Budapest 1983*: 161-163.
- 1989 - Notes on quaternary freshwater Mollusca of The Netherlands, with descriptions of some new species. *Mededelingen van de Werkgroep voor Tertiaire en Kwartaire Geologie*, 26: 145-181.
- & PREECE R.C. 1996 - Malacological evidence relating to the stratigraphical position of the Cromerian. In TURNER C. (ed), *The Early Middle Pleistocene in Europe. Proceedings of the SEQS Cromer Symposium, Norwich UK 1990*, Balkema, Rotterdam: 53-82.
- PREECE R.C. 1977 - Fossil *Helicopsis striata* (Müller) and *Trochoidea geyeri* (Soós) from the Isle of Wight. *Proceedings of the Isle of Wight Natural History and Archaeological Society*, 6: 608-609.
- 1989 - Additions to the molluscan fauna of the early Middle Pleistocene deposits at Sugworth, near Oxford, including the first british quaternary record of *Perforatella bidentata* (GMELIN). *Journal of Conchology*, 33: 179-182.
- 1990 - The molluscan fauna of the Middle Pleistocene interglacial deposits at Little Oakley, Essex, and its environmen-

- tal and stratigraphical implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 238: 387-407.
- PUISSÉGUR J.J. 1976 - Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. *Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon*, 3: 1-241. Doin, Paris.
- 1978 - Les mollusques des séries loessiques à Achenheim. *Recherches Géographiques à Strasbourg*, 7: 55-76.
- ROUSSEAU D.D. 1990 - Statistical analysis of loess molluscs for paleoecological reconstructions. *Quaternary International*, 7/8: 81-89.
- & PUISSÉGUR J.J. 1999 - Climatic interpretation of terrestrial malacofaunas of the last interglacial in southeastern France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 151: 321-336.
- , PUISSÉGUR J.J. & LÉCOLLE F. 1992 - West-European terrestrial molluscs assemblages of isotopic stage 11 (Middle Pleistocene): climatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 92: 15-29.
- SCHLICKUM W.R. & LOZEK V. 1965 - *Aegopis klemmi*, eine neue Interglazialart aus dem Altpleistozän Mitteleuropas. *Archiv für Molluskenkunde*, 94: 111-114.
- SOMMÉ J., MUNAUT A.V., PUISSÉGUR J.J., CUNAT-BOGÉ N., HEYVAERT F. & LEPLAT J. 1996 - L'Eemien sous les formations fluviales weichséliennes et holocènes d'Erquingheim (Nord de la France) dans la plaine de La Lys. *Quaternaire*, 7: 15-28.
- SPARKS B.W. 1953 - The former occurrence of both *Helicella striata* (MÜLLER) and *H. geyeri* (Soós) in England. *Journal of Conchology*, 23: 372-378.
- 1961 - The ecological interpretation of Quaternary non-marine Mollusca. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 172: 71-80.
- TURNER H., KUIPER J.G.J., THEW N., BERNASCONI R., RÜETSCHI J., WÜTHRICH M. & GOSTELI M. 1998 - *Fauna helvetica, Mollusca. Atlas der Mollusken der Schweiz und Liechtensteins*. Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel, 527 p.

**N. LIMONDIN-LOZOUET**

UMR CNRS 8591, Laboratoire de Géographie Physique  
1, Place A. Briand  
F-92195 Meudon cedex  
limondin@cnrs-bellevue.fr